©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Gehörregion von *Indarctos* (*Ursidae,* Mamm.)

Von Erich Thenius
(Paläontologisches und Paläobiologisches Institut der Universität Wien)

Mit 2 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 9. Juni 1949)

Vorbemerkung.

Untersuchungen in den letzten zwei Jahrzehnten über die als „Hemicyoninae Frick" zusammengefaßten Genera führten, wie folgende Übersicht zeigt, in systematischer und phylogenetischer Hinsicht zu recht verschiedenen Ergebnissen, so daß ich, als sich mir dank der Leitung der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien[1] Gelegenheit bot, einen Schädel von *Indarctos* aus dem Unterpliozän von Samos zu untersuchen, dies in besonderem Hinblick auf die systematische und phylogenetische Stellung dieser Form durchführte.

Einleitung.

Die Gattung *Indarctos* wurde im Jahre 1913 durch Pilgrim an Hand eines Maxillarfragmentes mit den Wurzelresten des M^1, dem vollständigen M^2 und Resten des Jochbogens aus dem Dhok-Pathan-Horizont von Hasnot (Siwaliks) begründet. Seither sind mehrere Arten aus annähernd gleichaltrigen Schichten Asiens, Europas und Nordamerikas beschrieben worden. Während Pilgrim die Gattung zu den Ursiden zählt, stellt sie Frick (1926) zusammen mit den Genera *Hemicyon, Dinocyon, Agriotherium, Lydekkerion* und *Ursavus* als Unterfamilie der Hemicyoninae zu den Caniden. Diese Gruppierung erfolgte ausschließlich unter Be-

[1] Den Herren Dir. Prof. Dr. O. Kühn und Prof. Dr. F. Trauth sei auch an dieser Stelle gedankt.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

rücksichtigung des Gebisses. Kurze Zeit später errichtete Kretzoi (1929, p. 1350) für die Hemicyoninae und einige andere Genera die Familie der Agriotheriidae. In der Zwischenzeit bzw. in den Folgejahren wurden Angehörige dieser systematischen Einheit entweder zu den Caniden (z. B. Helbing 1928, p. 234) oder zu den Ursiden (Pilgrim 1931, 1932; Colbert 1939; Villalta u. Crusafont 1943; Thenius 1947) gestellt. Dementsprechend teilte Kretzoi (1942) seine Familie der Agriotheriidae in die Unterfamilie der Hemicyoninae, welche die Formen mit mehr raubtierartigem Gebiß umfaßt, und in die Agriotheriinae nov. (= *Hyaenarctinae* Kraglievich 1926), der die Genera *Agriotherium* (= *Hyaenarctos,* inkl. *Lydekkerion*), *Indarctos, Ursavus* und *Agriarctos* angehören. 1945 zählt Simpson letztere zu den Ursiden, erstere zu den Caniden, was dem Gebiß nach weitgehend gerechtfertigt erschien.

Untersuchungen über die Gehörregion haben jedoch gezeigt, daß diese auch bei *Hemicyon*, also einem Vertreter der Hemicyoninae im Sinne Kretzois und Hürzelers (1944), eher bären- als hundeartig beschaffen ist (s. Hough 1948, p. 109). Bekanntlich ist diese Region „äußeren Einflüssen" weit weniger ausgesetzt als das Gebiß oder die Extremitäten, die leicht zu Konvergenzerscheinungen neigen.

Da bisher von keinem Agriotheriinen die Schädelbasis und damit die Gehörregion bekannt bzw. beschrieben worden ist (vgl. v. d. Klaauw 1931, Segall 1943), schien mir eine diesbezügliche Untersuchung von großem Interesse. Selbst dem durch Helbing (1932) vom gleichen Fundort beschriebenen *Indarctos*-schädel fehlt diese Partie.

Der zu besprechende Schädel stammt aus dem Unterpliozän der Insel Samos und wurde der Geologisch-Paläontologischen Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien vor Jahren, zusammen mit anderen Wirbeltierresten gleicher Provenienz, von dem Besitzer der Stücke, Herrn J. Weinberger, geschenkweise überlassen.

Trotz des prachtvoll erhaltenen, kaum verquetschten Schädels mit vollständigem Backenzahngebiß, zu dem noch der linke Mandibelast kommt, ist eine spezifische Bestimmung, solange wir über die individuelle Variabilität der einzelnen *Indarctos*-„Arten" nicht unterrichtet sind[2], nicht möglich. Nicht zuletzt durch die

[2] Schon die Tatsache, daß fast sämtliche bisher beschriebenen „Arten" fast durchwegs von keinem zweiten Fundort bekanntgeworden sind, mag befremdend erscheinen. Vgl. auch die bedeutenden Proportionsunterschiede bei *Indarctos arctoides* von Montredon (Depéret u. Llueca 1928, Taf. IX, Fig. 1, 2) und von Orignac (Helbing 1932, Abb. 7, 8 a).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

äußerst dürftige, kaum zur generischen Charakterisierung ausreichende Dokumentation von *Indarctos atticus* aus Pikermi.

Beschreibender Teil.

Die Schädelbasis besitzt ein relativ schwaches Relief, wie es für die Ursiden charakteristisch ist. Die Bulla wird durch das im

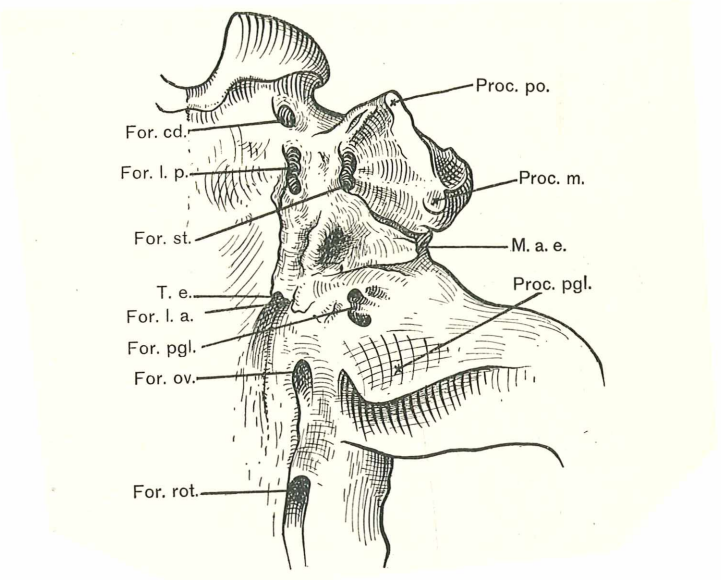

Abb. 1. *Indarctos* sp. aus dem Unterpliozän von Samos. Gehörregion von ventral. Original in der Geolog.-Paläontolog. Abteilung des Naturhistorischen Museums Wien. $^1/_2$ nat. Gr.

Abkürzungen:

For. = Foramen	l. p. = lacerum posterius
Proc. = Processus	m. = mastoideus
M. a. e. = Meatus auditivus externus	ov. = ovale
T. e. = Tuba eustachii	pgl. = postglenoideus(m)
cd. = condyloideum	po. = paroccipitalis
l. a. = lacerum anterius	rot. = rotundum
	st. = stylomastoideum

Umriß annähernd dreieckige, sich keilförmig zwischen Hinterrand der Cavitas glenoidea und dem Processus mastoideus einschiebenden, nur flach gewölbten Tympanicum gebildet und erreicht ihre

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

stärkste ventrale Ausbuchtung in dem gegen die Schädelmediane zu gelegenen Abschnitt. Der Meatus auditivus externus ist röhrenförmig entwickelt und verjüngt sich gegen außen, ohne jedoch über das Squamosum vorzuspringen. Der sich postero-extern anschließende, sehr große und massive Knochenvorsprung wird durch zwei, durch eine Einbuchtung getrennte Processus, dem Proc. mastoideus und dem Proc. paroccipitalis, gebildet (s. Abb. 1). Beide reichen ungefähr gleich weit ventralwärts und liegen mit dem ventralsten Punkt des Proc. postglenoideus in einer Ebene

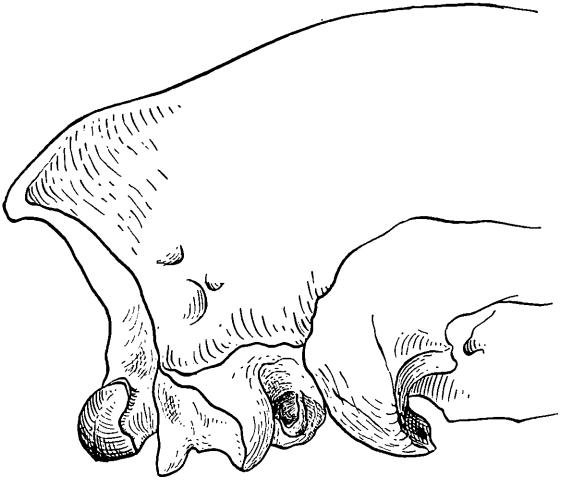

Abb. 2. *Indarctos* sp. aus Samos. Hinterhaupt in Seitenansicht. 1/2 nat. Gr.

(s. Abb. 2). Wie bei *Ursus* ist hier der Proc. mastoideus kräftiger entwickelt und springt gegen außen stärker vor als der Proc. paroccipitalis. Analog zu den rezenten Ursiden schließt sich die Bulla nicht wie bei *Canis* eng an den Proc. postglenoideus an. Die zwischen diesem und der Bulla gelegene breite Einsattelung zeigt die doppelte Öffnung des Foramen postglenoideum, das bei *Canis* lateralwärts mündet. Bezüglich der übrigen an der Schädelbasis gelegenen Foramina ist zu bemerken, daß ein gesonderter Canalis alisphenoidalis, wie er bei *Canis* und *Ursus* entwickelt ist, fehlt. Das Foramen ovale liegt neben der Cavitas glenoidea. Das Foramen lacerum anterius ist zusammen mit der Mündung der Eustachischen Röhre an der vorderen Innenecke der Bulla tympani

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

gelegen. In gleicher Höhe, bloß etwas lateralwärts, ist, wie schon erwähnt, die doppelte Öffnung des Foramen postglenoideum sichtbar. Der röhrenförmige Meatus auditivus externus verläuft flach gegen außen wie bei *Ursus* (s. Abb. 2). Am hinteren Inneneck der Bulla liegt das sagittal gestreckte, einheitliche Foramen lacerum posterius, an das sich in einigen Millimeter Entfernung kaudal das gleichfalls einfache Foramen condyloideum anschließt. In gleicher Höhe mit dem For. lac. post., aber etwa 10 mm lateralwärts, ist das Foramen stylomastoideum erkennbar, das einen ähnlichen Umriß besitzt wie das For. lac. post. (s. Abb. 1).

Vergleich mit Caniden und Ursiden.

Wie schon bei der Beschreibung hervorgehoben, zeigt die Gehörregion von *Indarctos* weitgehende Übereinstimmung mit dem Bauplan der Ursiden, wie flache Bulla, mächtig entwickelter Processus mastoideus, röhrenförmig verlängerter Meatus auditivus externus osseus, Lage des Foramen stylomastoideum usw. Durchaus analoge Verhältnisse finden sich auch bei *Hemicyon ursinus* vor (s. Hough 1948, p. 109).

Indarctos läßt sich also zwanglos in die Familie der Ursidae einordnen.

Demgegenüber weicht die Gehörregion des von Colbert (1939, p. 51) beschriebenen *Hemicyon teilhardi* aus dem Miozän der Mongolei nicht unbeträchtlich von *Hemicyon ursinus* ab und nähert sich den Caniden. Nun zeigt diese Art aber auch im Gebiß recht bedeutende Unterschiede, wie weit nach hinten verschobener Deuterocon des P^4, mehr dreieckig gerundeter Umriß des M^1, plumper M_1 mit bloß einem Talonidinnenhöcker, M_2 mit deutlichem Paraconid, wie sie für das Genus *Dinocyon*, das bisher bloß mit einer Art bekanntgeworden ist, charakteristisch sind. Auf Grund dieser Feststellung muß „*Hemicyon*" *teilhardi* zu *Dinocyon* gestellt werden. Gleichzeitig werden die Unterschiede im Bau der Gehörregion verständlich.

Ein Vergleich innerhalb der rezenten Ursiden zeigt, daß die Bulla bei *Helarctos malayanus* durch stärkere Auftreibung von den übrigen Ursiden abweicht und dadurch entfernt an Caniden erinnert. Lage und Ausbildung des Processus mastoideus, Proc. paroccipitalis und der Foramina jedoch stimmen mit *Ursus* überein. Trotz alledem zeigt *Dinocyon teilhardi* durch den sich eng an die vergrößerte und aufgeblähte Bulla anlehnenden Processus postglenoideus, den kurzen Meatus auditivus externus osseus und den relativ schwachen Processus mastoideus deutliche Anklänge an

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Canis, von dem diese Art durch die Anlage und Ausbildung des Foramen stylomastoideum, des Foramen lacerum posterius und den mehr medianwärts verschobenen Processus paroccipitalis abweicht. Mit *Ursus* ist — soweit nach der Abbildung bei Colbert (l. c., Abb. 3) beurteilbar — die Übereinstimmung weit geringer. Ähnliches gilt gegenüber *Hemicyon ursinus*, der sich im Bau der Gehörregion typisch ursid erweist.

Es ist daher über die systematische Zugehörigkeit der Gattung *Dinocyon* noch keineswegs das letzte Wort gesprochen. Zumindest hat es den Anschein, als wäre die im Gebiß bestehende Ähnlichkeit mit *Hemicyon* bloß eine Konvergenzerscheinung (vgl. *Amphicyon*, Hough 1948, p. 108).

Phylogenetische Bedeutung.

Wie bereits Merriam (1916) und Helbing (1932, p. 14) annehmen, kann *Indarctos* kaum als Stammform für geologisch jüngere Ursiden, wie Ursinae oder Arctotherien, in Betracht kommen, wie es Matthew (1929) für letztere annimmt.

Arctotherium ist, wie auch Hough (1948, p. 109) hervorhebt, in der Gehörregion essentiell ursid gebaut und besitzt wie diese einen Canalis alisphenoidalis, einfaches Foramen postglenoideum usw. Schon allein aus den proportionsmäßigen Unterschieden, die neben den rein morphologischen hinsichtlich der Ausbildung der Foramina bestehen, stößt eine Ableitung der Gattung *Arctotherium* von *Indarctos* auf große Schwierigkeiten.

Vermutlich gehört *Indarctos* einem ohne weitere Nachkommen erloschenen Stamm an.

Ergebnisse:

Die Gehörregion von *Indarctos* zeigt weitgehende Übereinstimmung mit den rezenten Ursiden, so daß zwar an der Zugehörigkeit zu dieser Familie kein Zweifel herrschen kann, jedoch *Indarctos* in keinem direkten Verwandtschaftsverhältnis zu den heutigen Arten bzw. den pleistozänen Arctotherien steht und einem ohne Nachkommen erloschenen Stamm angehören dürfte.

Literaturverzeichnis.

Colbert, E. H., Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76, Art. 2, p. 47. New York 1939.

Depéret, Ch. u. Llueca, G., Sur l'„Indarctos arctoides" et la phylogénie des ursidés. — Bull. Soc. Géol. France (4), 28, p. 149. Paris 1928.

Frick, Ch., The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 56, Art. 1, p. 1. New York 1926.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Helbing, H., Carnivoren aus der miozänen Molasse der Schweiz. — Eclogae Geol. Helvet. 21. Basel 1928.
— Über einen Indarctos-Schädel aus dem Pontien der Insel Samos. — Abh. Schweiz. Paläont. Ges. 52. Basel 1932.
Hough, J. R., The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae and Ursidae. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 92, Art. 2, p. 73. New York 1948.
Hürzeler, J., Zur Revision der europäischen Hemicyoniden. — Verh. naturf. Ges. Basel 55, p. 131. Basel 1944.
Klaauw, C. J. van der, The auditory bulla in some fossil mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 62, p. 1. New York 1931.
Kretzoi, M., Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Ailuroideen. — X. Internat. Congr. Zool. Budapest 1927, p. 1293. Budapest 1929.
— Zwei neue Agriotheriiden aus dem ungarischen Pannon. — Föld. Közl. 72, p. 350, Budapest 1942.
Matthew, W. D., Critical observations upon Siwalik mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 56, Art. 7, p. 478. New York 1929.
Merriam, J. C., Stock, C. u. Moodie, L. C., An American pliocene bear. — Univ. Calif. Public. Bull. Depart. Geol. 10, Nr. 7, p. 87. Berkeley 1916.
Pilgrim, G. E., Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe. Brit. Mus. Nat. Hist. London 1931.
— The Fossil Carnivora of India. — Palaeontologia Indica N. S. 18, p. 1—232. Kalkutta 1932.
Segall, W., The auditory region of the arctoid carnivores. — Zool. Ser. Field Mus. Nat. Hist. 29, Nr. 3, p. 33. Chikago 1943.
Simpson, G. G., The principles of classification and a classification of mammals. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 85, p. 1—350. New York 1945.
Thenius, E., Ursavus ehrenbergi aus dem Pont von Euboea (Griechenland). — Sitz.-Ber. Österr. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. 156, H. 3/4. Wien 1947.
Villalta, J. F. de u. Crusafont-Pairó, M., Indarctos vireti n. sp., un nuevo ursido del grupo de los Hemicionidos del Mioceno superior del Vallés Panadés. — Consej. sup. investigac. cient. Madrid 1943.